

一种新的家蚕体形突变体—— 短体蚕 (*Sq*) 的遗传分析与基因定位

代方银¹, 童晓玲^{1,2}, 谭 端¹, 黄永燕¹, 罗尤海³, 鲁 成^{1,*}, 向仲怀¹

(1. 西南大学生物技术学院, 蚕学与系统生物学研究所, 重庆 400716; 2. 重庆大学农学及生命科学研究院, 重庆 400030;

3. 贵州省遵义职业技术学院 贵州遵义 563000)

摘要: 作为重要经济昆虫和鳞翅目昆虫模式的家蚕 *Bombyx mori*, 其突变体是生理学、遗传学、功能基因组学等研究的宝贵资源。作者在家蚕资源保存和遗传分析中发现一种新的体形突变体——短体蚕 (*Squab*, *Sq*), 其特征是: 杂合体 (*Sq* / +) 成活, 蚕体长只有正常型的约 4/5, 腹中部略肥大, 胸部稍狭小; 纯合体 (*Sq* / *Sq*) 胚胎期致死。遗传分析结果表明该突变为显性遗传。通过与各染色体标记基因进行连锁分析, 发现突变基因 *Sq* 在家蚕第 14 染色体上; 通过与同一染色体上的标记基因青熟油蚕基因 (*oa*)、不洁蚕基因 (*Di*) 进行三点测验, 将 *Sq* 定位在家蚕连锁图谱第 14 连锁群的 34.6 cM 位点, 表示为 *Sq*(14-34.6)。本研究结果为深入研究和利用该突变体奠定了重要基础。

关键词: 家蚕; 体形突变体; 遗传; 连锁分析; 基因定位

中图分类号: Q963 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2009)05-0473-05

Genetic analysis and gene localization of a new body shape mutant, *Squab* (*Sq*), in the silkworm, *Bombyx mori*

DAI Fang-Yin¹, TONG Xiao-Ling^{1,2}, TAN Duan¹, HUANG Yong-Yan¹, LUO You-Hai³, LU Cheng^{1,*}, XIANG Zhong-Huai¹ (1. College of Biotechnology, Institute of Sericulture and System Biology, Southwest University, Chongqing 400716, China; 2. Institute of Agriculture and Life Sciences, Chongqing University, Chongqing 400030, China; 3. Zunyi Vocational and Technical College, Zunyi, Guizhou 563000, China)

Abstract: The silkworm, *Bombyx mori*, is an important economic insect and a model for Lepidoptera insects; the mutants of silkworm are the valuable resources for physiology, genetics and functional genomics. We discovered a new body shape mutant named *Squab* (*Sq*) during the conservation and genetic analysis of the silkworm resources. The heterozygote (*Sq* / +) could survive, and the length of mutant is just about four-fifths of the normal and is characterized by slight fat abdomen in the middle region and a little narrow thorax; the homozygote (*Sq* / *Sq*) is embryonic lethal. The genetic analysis showed that it was controlled by dominant mutant gene. It is confirmed that the mutant gene *Sq* belongs to the 14th linkage group by crossing it with the marker genes for each linkage group. Three-point test among *aojuku* translucent (*oa*), dirty (*Di*) and *Sq* showed that the gene locus of *Sq* is at 34.6 cM on the 14th linkage group in silkworm linkage map. This study has important significance for further research and utilization of this mutant.

Key words: *Bombyx mori*; body shape mutant; heredity; linkage analysis; gene localization

家蚕 *Bombyx mori* 由野桑蚕 *Bombyx mandarina* 驯化而来 (蒋猷龙, 1982), 作为重要的经济昆虫被利用已达 5 000 多年, 同时, 在近 100 余年间又一直是遗传学研究的对象和重要材料 (Goldsmith *et al.*, 2005)。进入 21 世纪, 家蚕作为农林害虫最大类

群——鳞翅目昆虫的模式, 其基础研究被快速推进, 特别是全基因组测序完成 (Xia *et al.*, 2004), 使家蚕性状形成机制的揭示获得更有利的基因组数据支撑。家蚕性状丰富, 遗传背景研究得较为清楚, 至今研究记录了 400 多个孟德尔突变, 蚕的经典遗传图

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30671591); “973” 计划项目 (2005CB121000); “863” 计划项目 (2006AA10A117); 教育部博士点基金项目 (20060635016); 重庆市自然科学基金项目 (CSTC2006BB1051); 西南大学研究生科技创新基金项目 (2006052)

作者简介: 代方银, 男, 1969 年生, 博士, 教授, 研究方向为资源生物学与动物遗传, E-mail: fyai@swu.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: lucheng@swu.edu.cn

收稿日期 Received: 2009-02-23; 接受日期 Accepted: 2009-04-23

谱上标记了 220 多个基因座位,定位了约 300 个基因(含复等位基因)(向仲怀,1994,2005;Fujii,1998)。家蚕资源中还有大量遗传致死、畸形、生理缺陷型等突变系统。目前关注和利用这些多样性资源的深入研究空前活跃,家蚕突变基因的精细定位与克隆研究近期取得了瞩目的进展(Sato *et al.*,2008;Ito *et al.*,2008;Meng *et al.*,2009),并且是当前研究的炽热领域。因此,家蚕突变体材料和新突变的获得受到高度重视。

作者研究家蚕资源发现一种新的体形突变体——短体蚕,对其进行了性状观察、遗传分析与基因连锁和定位研究,为该突变的分子机制研究和利用奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

短体蚕为作者在本研究所家蚕基因资源库中发现的新突变,按家蚕基因命名规则(向仲怀,1994)命名为 Squab (*Sq*),系统号为 18-101。其幼虫有黑缟斑或为普通斑纹,为了便于与其他斑纹、体色标记基因间进行杂交分析,选择普通斑纹个体进行实验。

遗传分析所用正常型品系为大造,幼虫为普通斑,体形正常。

连锁分析所用各连锁群的标志基因分别是:*od*(1),*Y*(2),*Ze*(3),*L*(4),*oc*(5),*EKp*(6),*q*(7),*Ia*(9),*w-2*(10),*K*(11),*ch*(13),*U*(14),*bl*(15),*cts*(16),*Bm*(17),*mln*(18),*Gl*(19),*oh*(20),*rb*(21),*or*(22),*Sel*(24),*Nd*(25),*so*(26),*Xan*(27),*E-tr*(28)。各标记基因的特征详见向仲怀(2005)附录。

定位实验使用的同一染色体上已定位的标记基因为:青熟油蚕(*oa*),其幼虫皮肤中度透明;不洁蚕(*Di*),幼虫背面遍布黑色不规则的细斑和线纹。

1.2 遗传分析方法

采用正常型系统大造与新突变 *Wes* 进行杂交,调查 F_1 , F_2 及回交(RF_1)各世代的性状分离,分析杂交后代分离模式,解析新突变的遗传规律。

1.3 连锁分析方法

根据家蚕雌完全连锁的特点(向仲怀,1994),当两个连锁的非等位基因在相斥情况(1对显性基因与1对隐性基因同在一个亲本中)时,它们的 F_2 代只产生3种表型,即双显性重组型和2种亲本型,理论比为2:1:1,双隐性个体数为0;当相引(2对显性基因在一起或2对隐性在一起)时, F_1 雌回交双

隐性亲本雄,只产生两种亲型表型组合,理论比为1:1,没有重组型个体。依据此可以判断两基因为连锁关系。但 *Sq* 具有纯合体 *Sq/Sq* 致死的特点,杂合体 *Sq/+* 生存,因此 F_2 将与这一普遍规律不完全一致,故无论 *Sq* 与显性标记基因杂交(相斥),还是与隐性标记基因杂交(相引),我们均采用 F_1 ♀ × 双隐性 ♂ 进行连锁检测,当标志基因为隐性时,用大造(这时基因型为 $++/++$)作为双隐性测交亲本。不连锁情况下均将出现4种表型,2种为亲本型,2种为重组型,理论比为1:1:1:1。

1.4 基因定位方法

采用三点测验进行基因定位。由于家蚕雌为完全连锁,雄才发生交换,而基因定位必须测算交换值,因此配制基因定位的测交组合只能用 F_1 雄与双隐性或三隐性系统的雌进行测交。本研究采用的测定交换值的交配方式为: $+ oa +/+ oa + \text{♀} \times (+ oa Di/+ oa Di \times Sq +/+ Sq + +) F_1 \text{♂}$ 。

2 结果与分析

2.1 *Sq* 的特征

Sq 见图1,蚕体每环节比正常型短,蚕体长约为正常个体的4/5,腹中部略肥大,胸部稍狭小,形似樽蚕(*tub*)(Doira *et al.*,1980)和狭胸(*nb*)(Chikushi,1953),更接近 *tub*。而且,该突变个体自交,约1/4蚕卵死于胚胎期,成活个体中短体蚕与正常个体成2:1。这是纯合体致死的表现。*Sq* 壮蚕有较弱的致死性。



图1 家蚕突变型短体蚕(*Sq*)(右)与正常型(左)对比

Fig. 1 The mutant Squab (*Sq*) (right) and the normal type (left) of *Bombyx mori*

2.2 *Sq* 的遗传

Sq 与正常型亲本大造杂交, F_1 幼虫一半是 *Sq*, 一半是正常型, F_1 *Sq* 自交,调查其 F_2 卵孵化率,平

均孵化率为 73.50%，即只有大约 3/4 的卵粒能够孵化。孵化个体饲养到大蚕调查，*Sq*：正常型 = 2：1（表 1）。根据这一结果，并结合该突变体自交继代中的表现——分离 *Sq* 与正常成 2：1，1/4 蚕卵胚胎期致死，说明 *Sq* 为显性遗传单基因突变，纯合体胚胎期致死。该突变体为显性，遗传上明显区别于隐性遗传的 *tub* 和 *nb*，是新突变型。

表 1 家蚕短体蚕(*Sq*)与正常型杂交的 F₁ 和 F₂ 性状分离

Table 1 Character segregation in F₁ and F₂ of *Sq* × WT of *Bombyx mori*

杂交组合 Cross combinations	性状分离 Character segregation		分离比 Segregation ratio	χ^2_c
	<i>Sq</i>	+		
(+ × <i>Sq</i>) F ₁	788	810	1:1	0.303
(+ × <i>Sq</i>) F ₂	1 530	790	2:1	0.539

$\chi^2_{0.1,1} = 2.71.$

2.3 *Sq* 的连锁分析

由于 *Sq* 纯合体具有致死性，因此全部采用测交的方法进行检测。当它与显性标记基因进行连锁检测时，F₁ ♀ 与正常型 ♂ 交配；当与隐性标记基因进行连锁检测时，F₁ ♀ 与隐性标记亲本 ♂ 交配；正常型亲本均使用大造。结果见表 2。

表 2 连锁实验数据显示，(*U/U* × *Sq* / +) F₁ ♀ × + + + ♂，只有 2 种亲本表型，没有重组型个体出现，*Sq* 与第 14 连锁群的 *U* 为连锁遗传；而与其他连锁群的标记都呈独立遗传的分离模式。

2.3 短体蚕(*Sq*)基因的定位实验

用现有的遗传系统，配制三点测验定位群体：+ *oa* + / + *oa* + ♀ × (+ *oa* *Di* / + *oa* *Di* × *Sq* + + / *Sq* + +) F₁ ♂。饲养该群体，调查 *Sq*，*oa* 和 *Di* 之间的分离情况，结果见表 3。

根据双交换型个体（表 3 中数目最少的一组）表型和亲本表型，判定三基因排列次序是：*Sq*-*oa*-*Di*。

双交换值 = (1 + 3) / 4 340 × 100% = 0.09%

Sq-*oa* 间的单交换值 = (171 + 155) / 4 340 × 100% + 0.09% = 7.6%

oa-*Di* 间的单交换值 = (30 + 26) / 4 340 × 100% + 0.09% = 1.3%

根据最新公布的家蚕连锁图谱 (Banno *et al.*, 2005)，第 14 连锁群遗传图谱上 *oa* 的位点值是 42.2 cM，*Di* 的位点值是 43.2 cM，相距 1.0 cM。本研究获得 *oa* 与 *Di* 间的距离是 1.3 cM，结果比较一致。现根据 *Sq* 与 *oa* 间的距离为 7.6 cM 和 *Sq* 在 *oa* 的前端，将 *Sq* 在第 14 连锁上的位点确定为 34.6 cM

表 2 短体蚕(*Sq*)的连锁检索结果

Table 2 The results of linkage tests of *Sq* in *Bombyx mori*

标记(连锁群) Marker gene (linkage group)	杂交组合 Cross combinations	性状分离 Character segregation			
		<i>Sq</i>		+	
<i>od</i> (1)	(<i>Sq</i> / + × <i>od</i> / <i>od</i>) F ₁ ♀ × <i>od</i> / <i>od</i> ♂	<i>od</i> :56	+ :68	<i>od</i> :69	+ :74
<i>Y</i> (2)	(<i>Y</i> / <i>Y</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × + + + ♂	<i>Y</i> :45	+ :44	<i>Y</i> :54	+ :57
<i>Ze</i> (3)	(<i>Ze</i> / <i>Ze</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × + + + ♂	<i>Ze</i> :104	+ :110	<i>Ze</i> :117	+ :121
<i>L</i> (4)	(<i>L</i> / <i>L</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × + + + ♂	<i>L</i> :109	+ :98	<i>L</i> :127	+ :113
<i>oc</i> (5)	(<i>oc</i> / <i>oc</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × <i>oc</i> / <i>oc</i> ♂	<i>oc</i> :77	+ :86	<i>oc</i> :92	+ :90
<i>E^{Kp}</i> (6)	(<i>E^{Kp}</i> / <i>E^{Kp}</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × + + + ♂	<i>E^{Kp}</i> :125	+ :136	<i>E^{Kp}</i> :174	+ :152
<i>q</i> (7)	(<i>q</i> / <i>q</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × <i>q</i> / <i>q</i> ♂	<i>q</i> :101	+ :93	<i>q</i> :89	+ :115
<i>Ia</i> (9)	(<i>Sq</i> / + × <i>Ia</i> / <i>Ia</i>) F ₁ ♀ × + + + ♂	<i>Ia</i> :37	+ :32	<i>Ia</i> :55	+ :40
<i>w-2</i> (10)	(<i>w-2</i> / <i>w-2</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × <i>w-2</i> / <i>w-2</i> ♂	<i>w-2</i> :158	+ :168	<i>w-2</i> :170	+ :188
<i>K</i> (11)	(<i>K</i> / <i>K</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × + + + ♂	<i>K</i> :66	+ :70	<i>K</i> :79	+ :65
<i>ch</i> (13)	(<i>ch</i> / <i>ch</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × <i>ch</i> / <i>ch</i> ♂	<i>ch</i> :137	+ :149	<i>ch</i> :155	+ :166
<i>U</i> (14)	(<i>U</i> / <i>U</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × + + + ♂	<i>U</i> :0	+ :72	<i>U</i> :75	+ :0
<i>bl</i> (15)	(<i>bl</i> / <i>bl</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × <i>bl</i> / <i>bl</i> ♂	<i>bl</i> :81	+ :104	<i>bl</i> :95	+ :128
<i>cts</i> (16)	(<i>Sq</i> / + × <i>cts</i> / <i>cts</i>) F ₁ ♀ × <i>cts</i> / <i>cts</i> ♂	<i>cts</i> :56	+ :77	<i>cts</i> :61	+ :85
<i>Bm</i> (17)	(<i>Bm</i> / <i>Bm</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × + + + ♂	<i>Bm</i> :71	+ :90	<i>Bm</i> :94	+ :123
<i>mln</i> (18)	(<i>mln</i> / <i>mln</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × <i>mln</i> / <i>mln</i> ♂	<i>mln</i> :130	+ :151	<i>mln</i> :124	+ :169
<i>Gl</i> (19)	(<i>Gl</i> / + × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × + + + ♂	<i>Gl</i> :53	+ :53	<i>Gl</i> :67	+ :71
<i>oh</i> (20)	(<i>oh</i> / <i>oh</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × <i>oh</i> / <i>oh</i> ♂	<i>oh</i> :210	+ :231	<i>oh</i> :217	+ :247
<i>rb</i> (21)	(<i>Sq</i> / + × <i>rb</i> / <i>rb</i>) F ₁ ♀ × <i>rb</i> / <i>rb</i> ♂	<i>rb</i> :62	+ :78	<i>rb</i> :67	+ :93
<i>or</i> (22)	(<i>or</i> / <i>or</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × <i>or</i> / <i>or</i> ♂	<i>or</i> :150	+ :174	<i>or</i> :159	+ :180
<i>Sel</i> (24)	(<i>Sel</i> / <i>Sel</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × + + + ♂	<i>Sel</i> :48	+ :51	<i>Sel</i> :62	+ :50
<i>Nd</i> (25)	(<i>Nd</i> / <i>Nd</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × + + + ♂	<i>Nd</i> :211	+ :230	<i>Nd</i> :243	+ :255
<i>so</i> (26)	(<i>so</i> / <i>so</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × <i>so</i> / <i>so</i> ♂	<i>so</i> :33	+ :46	<i>so</i> :42	+ :55
<i>Xan</i> (27)	(<i>Xan</i> / <i>Xan</i> × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × + + + ♂	<i>Xan</i> :65	+ :70	<i>Xan</i> :78	+ :93
<i>E-tr</i> (28)	(<i>E-tr</i> / + × <i>Sq</i> / +) F ₁ ♀ × + + + ♂	<i>E-tr</i> :112	+ :144	<i>E-tr</i> :130	+ :133

表 3 家蚕短体蚕(*Sq*)，油蚕(*oa*)和不洁蚕

(*Di*) 基因的三点测验结果

Table 3 The three-point tests among *Sq*, *oa* and *Di* of *Bombyx mori*

表现型 Phenotype	个体数 Number of individuals	表现型类型 Phenotype type
+ <i>oa</i> <i>Di</i>	1 950	亲本型 Parental type
<i>Sq</i> + +	2 004	亲本型 Parental type
+ + +	171	单交换 Single crossing over
<i>Sq</i> <i>oa</i> <i>Di</i>	155	单交换 Single crossing over
+ <i>oa</i> +	30	单交换 Single crossing over
<i>Sq</i> + <i>Di</i>	26	单交换 Single crossing over
+ + <i>Di</i>	3	双交换 Double crossing over
<i>Sq</i> <i>oa</i> +	1	双交换 Double crossing over
总计 Total	4 340	

(即 42.2 - 7.6), 记为: $Sq(14-34.6)$ 。

将 $Sq(14-34.6)$ 基因补充到第 14 染色体的连锁遗传图(图 2)。

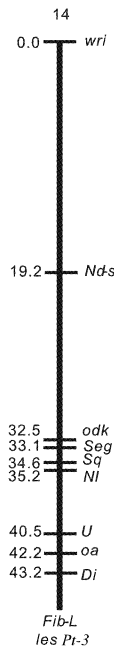


图 2 经修订的家蚕第 14 连锁群

Fig. 2 Revised map of the linkage group 14 of *Bombyx mori*

3 讨论

本研究结果表明,家蚕新突变型 Sq 为一显性遗传基因控制,纯合体胚胎期完全致死,杂合体成活,环节缩短,整个体长缩短,基因位于家蚕第 14 号染色体上,在连锁图谱上的座位为:14-34.6 cM。短体蚕(Sq)遗传特性与基因连锁定位研究的完成,为其深入研究奠定了重要基础。

根据家蚕遗传学文献,前人关于家蚕突变基因的研究,报道过的体形突变类型主要有:身躯部分环节变长者有长节(e :1-36.4)(Tanaka, 1923)和长胴(Set :1-35.5)(Kawaguchi *et al.*, 1995),身体变短者有显性短节油蚕(Obs :18-6.2)(Yoshimura *et al.*, 1984),胸部变狭窄而腹部变胖且体形短者有狭胸(nb :19-31.2)(Chikushi, 1953)和樽蚕(tub :23-6.9)(Doira *et al.*, 1980);身体变细瘦者有细长蚕(Lan :21-17.9)(Doira *et al.*, 1977)、细节蚕(gn :9-22.0)(Doira *et al.*, 1974),身体单纯变硬者有枝蚕(sk :4-41.1)(Tanaka and Matsuno, 1927)。此外有环节的前后部位收缢或者隆起的体形变异,如竹蚕(Bo :11-26.6)(Kanekatsu *et al.*, 1988)、石蚕(st :8-0.0)(Tanaka, 1919; Tazima *et al.*, 1960)、数珠蚕(mf :12-39.8)(Ninagi *et al.*, 1981)、锁蚕

(Str :15-15-46.8)(Doira *et al.*, 1979)、缢蚕(co)(Banno *et al.*, 2005)和第 2 数珠蚕($mf-2$)(代方银等, 1999a)等。也有其他一些类型,如缩蚕(cot :15-25.0)(Fujii *et al.*, 1996),还有尺蠖蚕(ge :12-?)、火伤(Bu :11-30.9)、大村畸形(mal :4-30.1)(Banno *et al.*, 2005),体节畸形(mbs)(代方银等, 1999b; 鲁成等, 2000)等。种种类型中,与 Sq 具有相似体态特征的是显性短节 Obs , nb 和 tub ;但 Obs 除了具有体形变异外,还同时引起油蚕性状,而 nb 和 tub 二者遗传上为隐性,也与 Sq 显著区别,因此 Sq 在家蚕中是很特殊的类型。2004 年日本报道的“short segment”突变(Banno *et al.*, 2004)与 Sq 类似,两者之间的确切关系目前尚不得而知。体形的短(矮)、粗(胖)、细(瘦)之类的变异型,在生物中普遍存在,家蚕的这些突变体的机制研究,对于阐明生物中相似形态的遗传奥秘必然具有宝贵的参考价值,因此对其进行深入研究的意义是显而易见的。

参考文献 (References)

- Banno Y, Fujii H, Kawaguchi Y, Yamamoto K, Nishikawa K, Nishizaka A, Tamura K, Eguchi S, 2005. A Guide to the Silkworm Mutants 2005: Gene Name and Gene Symbol. Institute of Genetic Resources, Kyushu University, Fukuoka. 8 pp.
- Banno Y, Nishikawa K, Tamura K, Yamamoto K, Fujii H, 2004. Inheritance of a body shape mutant named “short segment” of the domesticated silkworm, *Bombyx mori*. *Journal of Insect Biotechnology and Sericulture*, 37 (1): 35-37.
- Chikushi H, 1953. On the estimation of recombinant values between two characters, multistar and narrow breast, in the silkworm. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 22: 1-4.
- Dai FY, Lu C, Xiang ZH, 1999a. Discovery of moniliform 2 of silkworm and its preliminary study. *Newsletter of Sericultural Science*, 19 (2): 1-3. [代方银, 鲁成, 向仲怀, 1999a. 家蚕第 2 数珠蚕的发现与研究初报. 蚕学通讯, 19(2): 1-3]
- Dai FY, Lu C, Xu SY, 1999b. Morphological study of mbs (body segment monster): a new mutation in silkworm (*Bombyx mori*). *Newsletter of Sericultural Science*, 19 (2): 4-9. [代方银, 鲁成, 徐世银, 1999b. 家蚕新突变型体节畸形(mbs)的形态学研究. 蚕学通讯, 19(4): 4-9]
- Doira H, Chikushi H, Tsujita M, Kihara H, 1977. Linkage studies of *Bombyx mori*: Discovery of a new linkage group $rb-Lan-Sl-v$. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 46: 521-527.
- Doira H, Gamoto T, Kihana H, 1979. Inheritance of the strangulated mutation in *Bombyx mori*. *Proc. Sericult. Sci. Kyushu*, 10: 72.
- Doira H, Tsujita M, Kihara H, 1974. Genetical studies of the “gooseneck” mutant in *Bombyx mori*. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 43: 337-339.

- Doira H, Kihara, H, Nagai N, 1980. Linkage studies of *Bombyx mori*: Discovery of a new linkage group *Nd-tub*. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 49: 521 – 524
- Fujii H, Doira H, Miki M, Kihara H, 1996. Genetical studies on the “contractile” mutant of *Bombyx mori* and revision of the genetical map of the 15th linkage group. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 65: 452 – 455.
- Fujii H, 1998. Genetical Stocks and Mutations of *Bombyx mori*: Important Genetic Resources. Kyushu University, Fukuoka.
- Goldsmith MR, Shimada T, Abe H, 2005. The genetics and genomics of the silkworm, *Bombyx mori*. *Annu. Rev. Entomol.*, 50: 71 – 100.
- Ito K, Kidokoro K, Sezutsu H, Nohata J, Yamamoto K, Kobayashi I, Uchino K, Kalyebi A, Eguchi R, Hara W, Tamura T, Katsuma S, Shimada T, Mita K, Kadono-Okuda K, 2008. Deletion of a gene encoding an amino acid transporter in the midgut membrane causes resistance to a *Bombyx* parvo-like virus. *PNAS*, 105 (21): 7 523 – 7 527.
- Jiang YL, 1982. Origin and Differentiation of the Silkworm. Jiangsu Science and Technolog Press, Nanjing. [蒋猷龙, 1982. 家蚕的起源和分化. 南京: 江苏科技出版社]
- Kanekatsu R, Banno Y, Nagashima E, Miyashita T, 1988. Genetic studies on a new spontaneous mutant Bamboo (*Bo*) of the silkworm. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 57: 151 – 156.
- Kawaguchi Y, Kawakami K, Doira H, Banno Y, Koga K, 1995. Genetic analysis of the soft and elongated trunk mutant in *Bombyx mori*. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 64: 31 – 34.
- Lu C, Dai FY, Xiang ZH, 2000. Study on a natural mutant of body segment monster in silkworm. *Journal of Southwest Agricultural University*, 22 (1): 1 – 5. [鲁成, 代方银, 向仲怀, 2000. 家蚕体节畸形自然突变型的研究. 西南农业大学学报, 22(1): 1 – 5]
- Meng Y, Katsuma S, Mita K, Shimada T, 2009. Abnormal red body coloration of the silkworm, *Bombyx mori*, is caused by a mutation in a novel kynureninase. *Genes to Cells*, 14: 129 – 140.
- Ninagi O, Daira H, Chikushi, H, Kokubu T, 1981. Genetical studies on the moniliform mutation in *Bombyx mori*: Revision of the genetical map of linkage group 12. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 50: 10 – 15.
- Sato K, Matsunaga TM, Futahashi R, Kojima T, Mita K, Banno Y, Fujiwara H, 2008. Positional cloning of a *Bombyx* wingless locus *flügello* (*fl*) reveals a crucial role for fringe that is specific for wing morphogenesis. *Genetics*, 179: 875 – 885.
- Tanaka Y, 1919. Lectures on Silkworm Genecies. Meibundo Ltd., Tokyo. 316 pp.
- Tanaka Y, Matsuno S, 1927. “Stick” and “multilunar”, a fourth linkage group in the silkworm. *J. Dept. Agric. Kyushu Univ.*, 1: 266 – 274.
- Tanaka Y, 1923. Inheritance of elongate (a preliminary note). *Sanshikaiho*, 32: 21 – 23.
- Tazima Y, Ozawa T, Inagaki E, Kobayashi T, 1960. Genetic maps of the eighth linkage group of the silkworm. *Annu. Rep. Natl. Genet. Jpn.*, 10: 17 – 18.
- Xia QY, Zhou ZY, Lu C *et al.*, 2004. A draft sequence for the genome of the domesticated silkworm (*Bombyx mori*). *Science*, 10 (306): 1 937 – 1 940.
- Xiang ZH, 1994. Genetics and Breeding of Silkworm. China Agriculture Press, Beijing. [向仲怀, 1994. 家蚕遗传育种学. 北京: 农业出版社]
- Xiang ZH, 2005. Biology of Sericulture. China Forestry Publishing House, Beijing. [向仲怀, 2005. 蚕丝生物学. 北京: 中国林业出版社]
- Yoshimura R, Daira H, Shinkura K, 1984. Genetical studies on the “dominant obese translucent” mutation in the silkworm, *Bombyx mori*. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 53: 348 – 351.

(责任编辑: 赵利辉)